

Metode za raziskave sezonske dinamike kambijeve aktivnosti

Methods for research of seasonal dynamics of cambial activity

avtorji **Jožica GRIČAR, Primož OVEN, Katarina ČUFAR,**

Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina, Cesta VIII/34, SI-1000 Ljubljana, SLO

izvleček/Abstract

V članku so na kratko povzete raziskave o sezonski dinamiki ksilogeneze. Predstavljene so metode za proučevanje sezonske dinamike kambijeve aktivnosti in nastanka ksilemske branike. Za odvzem majhnih vzorcev kambija in ksilemskega tkiva so na razpolago številna specifična in nespecifična orodja. Metoda pinning temelji na majhni poškodbi kambija in njegovemu odzivu na vbod z iglo. Dendrometri so nedestruktivni instrumenti, ki kontinuirano beležijo spremembe radialnih dimenzij drevesnih tkiv.

In paper, studies of seasonal dynamics of xylogenesis are briefly summarized. Methods for investigating of seasonal dynamics of cambial activity and xylem growth ring formation are introduced. Several specific and non-specific tools are available for sampling of small blocks of cambial and xylem tissue. Pinning method is based upon minute injury of cambium and on studies of its response to wounding with needle. Dendrometers are non-destructive instruments that continuously measure variations in radial dimensions of tree tissues.

Ključne besede: kambijeva aktivnost, ksilogeneza, les, iglavci, mikrovzorčenje, pinning, dendrometri

Keywords: cambial activity, xylogenesis, wood, conifers, micro sampling, pinning, dendrometers

Sezonska dinamika kambijeve aktivnosti

Debelinska rast dreves ima velik gospodarski pomen, zato je bila že od nekdaj predmet številnih raziskav. Začne se s celičnimi delitvami celic v prevodnem kambiju, čemur sledi diferenciacija derivatov v odrasle elemente ksilema in floema. Za drevesne vrste zmerne pasu je značilno periodično menjavanje obdobja delovanja in mirovanja kambija (Denne in Dodd, 1981; Larson, 1994; Savidge, 1996, 2000 a, b; Kozlowsky in Pallardy, 1997; Chaffey, 1999; Lachaud in sod., 1999; Wodzicki, 2001; Larcher, 2003). Delitvena aktivnost kambijevih celic je v normalnih razmerah na ksilemsko stran veliko intenzivnejša kot na floemsko stran, kar razloži znatno nesorazmerje med floemskim in ksilemskim prirastkom. To je eden izmed razlogov za večji delež lesa v deblih odraslih dreves kot skorje, ki vsebuje sekundarni floem. Širina letnih prirastnih plasti, struktura in lastnosti lesa so odvisne od dinamike in trajanja posameznih faz ksilogeneze oziroma nastanka lesa (Panshin in de Zeeuw, 1980; Torelli, 1990; Larson, 1994; Kozlowsky in Pallardy, 1997; Plomion in sod., 2001). Delitve v kambiju in postkambijska rast celic določata širino letnega ksilemskega prirastka, odlaganje sekundarne celične stene in

lignifikacija pa akumulacijo biomase v celične stene traheid oziroma letni prirastek biomase. Pri proučevanju ksilogeneze je treba posamezne procese proučevati ločeno, saj so pod nadzorom različnih fizioloških dejavnikov. Proces nastanka lesa ni vnaprej določen, temveč je plastičen produkt interakcij med genotipom in okoljem (Savidge, 1996, 2000a, b). Okolje določa fizikalne pogoje in energijo, ki so potrebni za ksilogenezo. Zunanji dejavniki uravnavajo začetek, konec in stopnjo posameznih razvojnih procesov (Wodzicki, 2001).

Raziskave o sezonski dinamiki kambijeve aktivnosti in nastanku lesa so bile opravljene na številnih iglavcih, kot so npr. *Abies balsamea*, *Abies alba*, *Larix decidua*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Picea glauca*, *Picea mariana*, *Picea sitchensis*, *Pinus cembra*, *Pinus halepensis*, *Pinus sylvestris*, *Pinus taeda*, *Tsuga canadensis*, *Tsuga sieboldii* itd. (Whitmore in Zahner, 1966; Wolter, 1968; Skene, 1972; Wodzicki, 1972; Kutscha in Schwarzmann, 1975; Antonova in Stasova, 1993, 1997; Antonova in sod., 1995; Camarrero in sod., 1998; Horacek in sod., 1999; Gindl in sod., 2001; Mäkinen in sod., 2003; Deslauriers, 2003; Deslauriers in sod., 2003 a, b; Rossi in sod., 2003, 2006b; Schmitt in sod., 2004; Deslauriers in Morin, 2005).

Tovrstnih študij na listavcih je malo (Schmitt in sod., 2000, 2004). Trenutno potekajo raziskave o nastanku lesa na difuzno poroznih listavcih (*Aesculus hippocastanum*, *Acer platanoides*, *Platanus x hispanica*) v urbanem okolju v Sloveniji (Marion in sod., 2005) ter na hrastu *Quercus robur* in bukvi *Fagus sylvatica* (Werf van der in Sass-Klaassen, 2006). Raziskave na iglavcih so bile opravljene v ZDA (Gregory in Wilson, 1968; Skene, 1972; Kutscha in Schwarzmanna, 1975), v borealnih gozdovih Kanade (Deslauriers, 2003; Deslauriers in sod., 2003 a, b; Deslauriers in Morin, 2005; Turcotte in sod., 2005) v osrednji Sibiriji (Antonova in Stasova, 1993, 1997; Antonova in sod. 1995), ob alpski gozdni meji v Italiji (Rossi in sod., 2003, 2006 b), na Češkem (Horacek in sod., 1999), Poljskem (Wodzicki, 1971, 2001), v semiaridnih območjih SV in JV Španije (Camarero in sod., 1998; Dorado in sod., 2005; Ribas in Gutiérrez, 2005), na Finskem (Mäkinen in sod., 2003; Schmitt in sod., 2004; Seo in sod., 2005), v Veliki Britaniji (Ford in sod., 1978), v Sloveniji (Gričar in sod., 2004, 2005 c; Oven in sod., 2004; Čuden, 2005; Zupan 2005) in v Avstriji (Gindl in sod., 2001, Demšar, 2004).

Včasih so študije omejene na del vegetacijskega ali dormantnega obdobja (Antonova in sod., 1995), ne zajemajo vseh procesov ksilogeneze (Murmanis in Sachs, 1969, 1973; Kutscha in Schwarzmanna, 1975; Kutscha in sod., 1975; Antonova in sod., 1995; Horacek in sod., 1999), so opravljene na sadikah in ne na odraslih drevesih (npr. Richardson in Dinwoodie, 1960; Denne in Dodd, 1981) ali pa so intervali med odvzemom vzorcev veliki, npr. enkrat na mesec ali le nekajkrat na sezono (Camarero in sod., 1998; Gindl in sod., 2001; Dorado in sod., 2005). Nekaj raziskav je bilo opravljenih tudi po prenehanju kambijeve

celične delitvene aktivnosti (Nix in Villiers, 1985; Donaldson, 1991, 1992; Schmitt in sod., 2003; Gričar in sod., 2003 b; Gričar in sod., 2005 a) s poudarkom na spremljanju zadnjih faz diferenciacije, predvsem lignifikacije celičnih sten terminalnih traheid kasnega lesa pri različnih iglavcih.

Traheide iglavcev srednje Evrope v splošnem potrebujejo za celoten proces diferenciacije 1 do 2 meseca (Wodzicki, 1972). Trajanje postkambijske rasti je odvisno od časa v rastni sezoni in znaša od 2 do 4 tedne. Odlaganje sekundarne celične stene in lignifikacija potekata nekje od 4 do 5 tednov (maksimalno 8 tednov). Nižje temperature skozi daljše časovno obdobje, krajšanje dolžine dneva in pomanjkanje vode upočasnijo ali celo ustavijo radialno rast celic (Wodzicki, 1972). V splošnem se delitve v kambiju pri drevesih zmerne pasu začnejo med sredino aprila in začetkom junija, končajo pa se med koncem julija in začetkom septembra (Wodzicki, 1972).

V gozdarski praksi za spremljanje debelinske rasti dreves tradicionalno uporabljajo klupe. Meritve z ločljivostjo 0,5 cm opravljajo v letnih oziroma večletnih intervalih. Za raziskave sezonske dinamike ksilogeneze pri različnih drevesnih vrstah pa se uporabljajo bolj precizne metode, kot so npr. merjenje z dendrometri, mikrovzorčenje, metoda pining, žebljanje, nožkanje, merjenje električne upornosti kambija, radiološka metoda, upogibna metoda itd. (Whitmore in Zahner, 1966; Wolter, 1968; Yoshimura in sod., 1981 a, b; Kuroda in Shimaji, 1983, 1984 a, b, 1985; Kuroda, 1986; Kuroda in Kiyono, 1997; Gindl in sod., 2001; Deslauriers, 2003; Ugglja in Sundberg, 2002; Mäkinen in sod., 2003; Gričar in sod., 2003 a, 2004, 2005 b; Rossi in sod., 2003; Schmitt in sod., 2003, 2004; Demšar, 2004; Oven in sod., 2004; Seo in sod., 2005; Turcotte

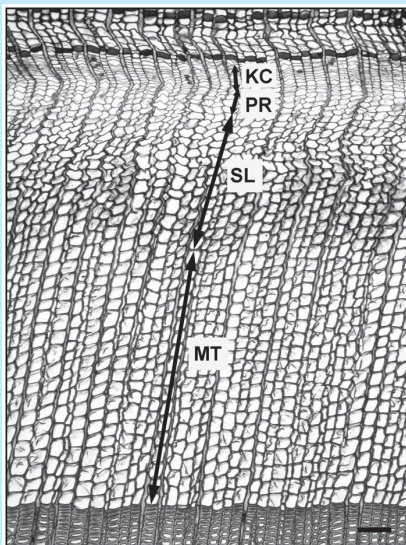
in sod., 2005; Zupan, 2005). V nadaljevanju so opisane metode merjenja z dendrometri, mikrovzorčenje in pining, ki se danes najpogosteje uporabljajo.

Mikrovzorčenje

Študije debelinske rasti dreves v eni rastni sezoni največkrat temeljijo na ponovitvah odvzema majhnih vzorcev (t.i. mikrovzorčenje) kambija in ksilemskega tkiva po obodu drevesa. Za odvzem vzorcev se uporabljajo nespecifična orodja, razvita za odvzem tkiv v medicini (kot npr. Surgical needle bone, Trapsystem® needle), kladivo in ostro dleto, ali pa specifična orodja (Increment hammer, Increment puncher, Trephor), ki so bila namensko razvita za odvzeme majhnih vzorcev tkiv iz dreves (slika 1) (Gregory in Wilson, 1968; Ford in sod., 1978; Ugglja in sod., 1998; Forster in sod., 2000; Gindl in sod., 2001; Gričar, 2001; Deslauriers, 2003; Gričar in sod., 2003 a, b, 2005 a; Čuden, 2005; Rossi in sod., 2006 a, b). Metodo odvzema intaktnih tkiv s kladivom in dletom smo pogosto uporabili v naših raziskavah (Gričar in sod., 2003 a, b, 2004, 2005 a, b, c). Vzorčenje intaktnih tkiv je najbolj kritično na začetku vegetacije, ko je kambijevo območje široko in nastajajo celice ranega lesa s tankimi celičnimi stenami in velikimi radialnimi dimenzijami. Kvaliteta vzorca je odvisna od ostrine rezalne konice orodja. Pri uporabi skrhanega orodja so vzorci razpokani, zgneteni ali porušeni (Forster in sod., 2000; Rossi in sod., 2006 a). Za študije nastanka ksilemske branike so časovni intervali vzorčenja različni. Velikosti odvzetih vzorcev določajo razdaljo med sosednjimi vzorci zaradi odziva kambija na mehanske poškodbe. Zaradi relativno velikih vzorcev pa lahko večletno vzorčenje istega drevesa vpliva na njegovo dolgoročno rast in razvoj.

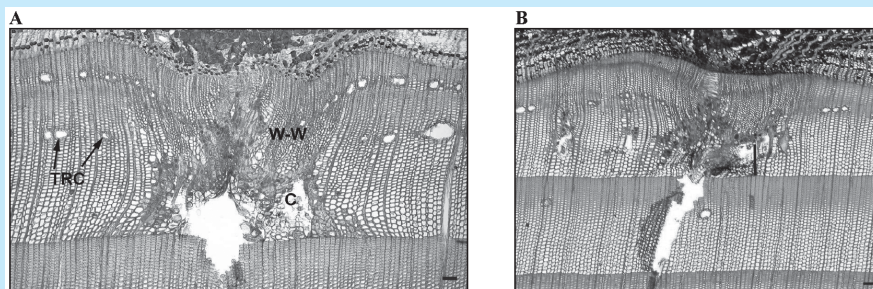


□ Slika 1. Eno najnovejših specifičnih orodij za odvzem mikroizvrtkov je Trephor, ki ga je razvila italijanska skupina iz Padove (Rossi in sod., 2006 a) (Foto: L. Marion).



□ Slika 2. Posamezne faze ksilogeneze na prečnem prerezu. KC – kambijeve celice; PR – traheide v fazi postkambijske rasti; SL – sinteza sekundarne celične stene in lignifikacija; MT – zrele traheide. Daljica = 100 µm.

Metoda odvzema intaktnih vzorcev je zelo primerna za proučevanje posameznih faz ksilogeneze, saj so celice zelo dobro ohranjene (slika 2). Ravno tako je s to metodo mogoče analizirati variabilnost v številu kambijevih celic med rastno sezono. Metoda omogoča proučevanje sezonske dinamike celič-



□ Slika 3. Prečni prerezi poškodovanega tkiva pri navadni smreki pri vbodu z iglo. A – Nastanek kalusa (C), travmatskih smolnih kanalov (TRC) in poranitvenega lesa (W-W) kot odziv na poškodbo. B – Ksilemski prirastek 2003 nastal do trenutka ranitve (črna črta). Daljica = 100 µm.

ne produkcije tudi na floemski strani. Težave pri vzorčenju se lahko pojavljajo pri drevesih z debelejšo skorjo, kjer je treba odstraniti velik del ritidoma in je odvijanje vzorcev tkiv oteženo.

Metoda pining in odziv kambija na vbod z iglo

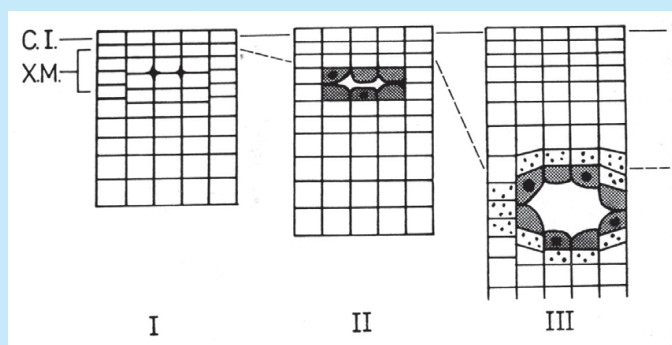
Metoda pining temelji na zelo majhni poškodbi kambija in njegovemu odzivu na vbod z iglo premera 1-2 mm, s čimer je označen ksilemski prirastek nastal do trenutka poškodbe (Wolter, 1968). Minimalna poškodba z iglo povzroči odziv kambijevih celic in celic v zgodnjih fazah procesa diferenciacije v obliki nastanka kalusnega tkiva, ki se v braniki permanentno ohrani in je prepoznaven tudi po več letih. Metoda natančno določi položaj kambijevih celic v času vboda z iglo. To je bistvena prednost te metode pred drugimi. Poškodba z iglo je omejena na zelo ozko tkivno področje in ne vpliva na vitalnost celotnega drevesa. V poškodovanem tkivu so se le kambijeve celice in najmlajši ksilemski derivati zmožni odzvati na poškodbo z iglo. Mehanska poškodba kambija povzroči nastanek kalusa, poranitvenega lesa in pri iglavcih travmatskih smolnih kanalov (slika 3A) (Yoshimura in sod., 1981 a, b; Kuroda in Shimaji, 1983,

1984 a, b; Kuroda, 1986; Oven in sod., 2004). Metoda je bila uspešno uporabljena na iglavcih in listavcih (Wolter, 1968; Kuroda in Shimaji, 1981a, b, 1983, 1984 a, b, 1985; Yoshimura in sod., 1981 a, b; Kuroda, 1986; Kuroda in Kiyono, 1997; Verheyden in sod., 2004; Demšar, 2004; Schmitt in sod., 2004; Zupan, 2005). Pri starejših raziskavah s to metodo je bilo več vbodov z iglo narejenih na isti dan, v času največje kambijeve aktivnosti. Vzorci so bili nato odvzeti v določenih intervalih (Yoshimura in sod., 1981 a, b; Kuroda in Shimaji, 1983, 1984 a, b, 1985; Kuroda, 1986; Kuroda in Kiyono, 1997). Z metodo pining je mogoče proučiti odziv kambija na poškodbo in čas ter način nastanka kalusnega tkiva (Kuroda in Shimaji, 1981 a, b, 1983; Yoshimura in sod., 1981 a, b; Kuroda, 1986). Poleg tega je mogoče s to metodo slediti dinamiko kambijeve aktivnosti in nastanka sekundarnega ksilema med rastno sezono (slika 3B) (Bäucher in sod., 1998; Lukan, 2004; Schmitt in sod., 2004; Demšar, 2004; Zupan, 2005). V tem primeru so vbodi narejeni v eno - ali dvotedenskih intervalih, vzorci pa odvzeti po koncu rastne sezone.

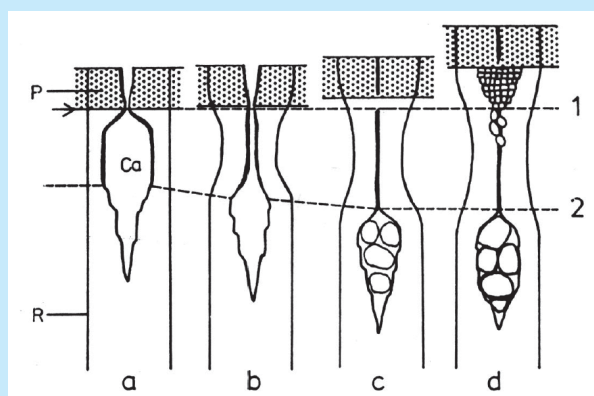
Vbod z iglo povzroči v kambiju zelo majhno poškodbo, ki se razlikuje od velikih mehanskih poškodb (Torelli in sod., 1990; Oven, 1997). Obseg ranit-

venega tkiva je manjši, struktura poškodovanega tkiva pa je neodvisna od velikosti rane. Poranitveni les mesto poškodbe, nastale z vbodom igle, pre-raste. Skozi rastno sezono se odziv na poškodbo spreminja. Poškodovanja ob koncu rastne sezone lahko ponovno vzpodbudijo kambijevo aktivnost (Lukan, 2004; Demšar, 2004; Oven in sod., 2004; Zupan, 2005; Gričar in sod., 2005 c). Strukturo tkiva, nastalega kot odziv na ranitev z iglo, so opisali različni avtorji na različnih drevesnih vrstah; *Pinus resinosa* – Wolter (1968), *Pinus taeda* – Yoshimura in sod. (1981 a, b), Kuroda in Shimaji (1981 a, b, 1984 a, 1985), *Tsuga sieboldii* – Kuroda in Shimaji (1983), *Populus americana* – Kuroda in Shimaji (1984 b), *Chamaecyparis obtusa* – Kuroda in Kiyono (1997), *Picea abies* – Bäucher in sod. (1998), Lukan (2004), Demšar (2004), Oven in sod. (2004), Zupan (2005), *Betula* spp. – Schmitt in sod. (2004), *Pinus sylvestris* – Schmitt in sod. (2004), Seo in sod. (2005).

Preiskave nenormalnega tkiva v bližini poškodbe, zlasti travmatskih smolnih kanalov, natančnost te metode še izboljša. Kuroda in Shimaji (1983) sta v eni izmed študij sledila procesu nastajanja travmatskih smolnih kanalov pri vrsti *Tsuga sieboldii*. Ugotovila sta, da je položaj zunanje roba travmatskih smolnih kanalov sovpadal s položajem kambijevih inicialk v času vboda, medtem ko se notranji rob travmatskih smolnih kanalov ni skladal (slika 4). Na osnovi tega sta sklepala, da so se travmatski smolni kanali vedno razvili iz ksilemskih materinskih celic v bližini kambijevih inicialk v trenutku vboda. V nekaterih primerih pa so travmatski smolni kanali nastali nekoliko kasneje glede na čas vboda. Kuroda in Shimaji (1983) sta sklepala, da položaj travmatskih smolnih kanalov ne označuje položaja kambijevih inicialk tako natančno, kot ga nenormalno tkivo.



□ Slika 4. Shema nastanka travmatskega smolnega kanala pri *Tsuga sieboldii* po: (I) treh dneh, (II) desetih dneh in (III) enem mesecu po poškodovanju. C.I. – kambijeve inicialke, K.M. – ksilemske materinske celice, □ □ □ □ □ – položaj kambijevih inicialk v trenutku poškodovanja (Kuroda in Shimaji, 1983).

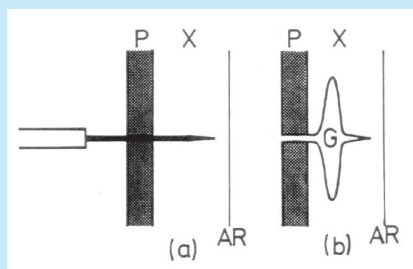


□ Slika 5. Shema odziva tkiv na vbod z iglo pri *Pinus taeda*: (a) neposredni odziv na vbod z iglo, (b) odziv po nekaj dneh, (c) odziv po desetih dneh in (d) odziv po enem mesecu. (1) domnevni položaj kambijevih inicialk v trenutku ranitve, (2) domnevni položaj celic v fazi odlaganja sekundarne celične stene v času ranitve. P – floem, R – trakovni parenhim, Ca – vrzel nastala z vbodom (Yoshimura in sod., 1981 a).

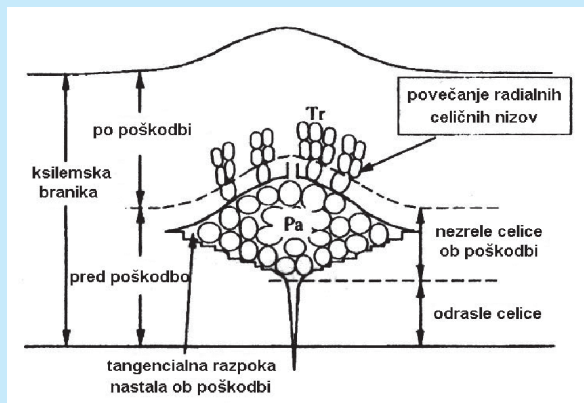
Ravno tako začetka faze oblikovanja sekundarne celične stene ni mogoče določiti iz položaja travmatskih smolnih kanalov. Po drugi strani pa je travmatske smolne kanale precej lažje zaslediti kot nenormalno tkivo, ki je omejeno le na neposredno bližino vboda (Kuroda in Shimaji, 1983; Kuroda, 1986). Travmatski smolni kanali se ob poškodbi pojavijo tudi pri vrstah, ki normalnih smolnih kanalov nimajo. Določeni ksilemski derivati, ki bi se v normalnih razmerah diferencirali v traheide, spremenijo smer razvoja in

se oblikujejo v epitelne celice aksialnih smolnih kanalov (Kuroda in Kiyono, 1997).

Yoshimura in sodelavci (1981 a, b) so na primeru bora *Pinus taeda* podrobneje proučili odziv tkiva na mikropoškodbe (slika 5). V času vboda je med kambijem ter celicami s sekundarno celično steno nastala velika odprtina. Nekaj dni po vbodu se je odprtina v območju ksilemskih materinskih celic ter celic v fazi postkambijske rasti pričela ozati. Približno po enem tednu sta se robova odprtine skorajda združila.



□ Slika 6. Shematski prikaz odziva tkiv na vbod z iglo pri *Pinus taeda* v radialni ravnini: a) neposreden vbod z iglo; b) odziv po izvleku igle; X – ksilem, P – floem, G – odprtina, nastala z vbodom, AR – letnica med tekočo braniko in braniko prejšnjega leta (Kuroda in Shimaji, 1984 b).



□ Slika 7. Shema lokacije kambija v času poškodbe na prečnem prerezu pri *Chamaecyparis obtusa*. Pa – kalusne celice, Tr – traheide poranitvenega lesa (Kuroda in Kiyono, 1997).

Po desetih dneh so se prameni ostankov porušeni primarnih celičnih sten v bližini kambijevih inicialk pretrgali in se sčasoma pomaknili proti floemski in ksilemski strani. Na teh mestih so pričeli radialni nizi traheid proliferirati proti kambijevim inicialkam. Medtem so se tvorile abnormalne parenhimske celice v območju med kambijem ter celicami v fazi odlaganja sekundarne celične stene. Parenhimske celice so se namnožile in povečale in povzročile deformacijo prečnih dimenzij nediferenciranih traheid. Položaj kambijevih inicialk v trenutku ranitve je bilo mogoče določiti na osnovi proliferiranega tkiva ter položaja najgloblje ležečih, v ksilemu pretrganih ostankov celičnih sten (slika 5) (Yoshimura in sod., 1981 a).

Kuroda in Shimaji (1984 b) sta proučila odziv kambija na vbod z iglo tudi v radialni ravnini (slika 6), kjer je bila

lepo vidna odprtina, ki je nastala po poškodbi v območju kambija. Teden dni kasneje se je odprtina začela ozati. Prazen prostor so zapolnile parenhimske celice trakov in ostanki kolabirane kambija (Kuroda in Shimaji, 1984 b).

Pri vrstah *Chamaecyparis obtusa*, *Cedrus deodara* in *Pinus taeda* naj bi bile kambijeve celice v času poškodbe nad kalusom (slika 7) (Kuroda in Kiyono, 1997). Kalus naj bi nastal kot rezultat abnormalne proliferacije trakovnih celic (Kuroda, 1986). Velikost in oblika kalusnega tkiva je bila odvisna od velikosti igle, vitalnosti drevesa in drevesne vrste. Letnice so bile na mestu poškodbe valovite, saj se je lokalno (nad kalusom) zaradi poškodbe povečala celična produkcija (Kuroda, 1986).

Ne glede na čas ranitve, je vbod z iglo pri navadni smreki povzročil izsušitev ksilemskih tkiv, nekrozo nediferenciranih ksilemskih celic, nastanek kalusnega tkiva, travmatskih smolnih kanalov ter tipičnega poranitvenega lesa. Edini relevantni anatomske znak za določitev položaja kambija v trenutku ranitve so bili odmrli ostanki kambijevih inicialk ter najmlajših ksilemskih derivatov, ki so bili v kalusu (Lukan, 2004; Demšar, 2004; Zupan, 2005). Travmatski smolni kanali se niso izkazali kot zanesljiv kazalec nastalega ksilemskega prirastka do časa poškodbe pri navadni smreki. Določitev konca redne kambijeve delitvene aktivnosti lahko otežuje z ranitvijo inducirana reaktivacija meristema, ki je bila pogostejša pri smrekah, ki rastejo v ugodnejših klimatskih razmerah (Oven in sod., 2004). Metoda ni primerna za raziskave sezonske dinamike celične produkcije na floemski strani.

Dendrometri

Dendrometri so instrumenti, ki na nedestruktiven način kontinuirano beležijo radialne spremembe dimenzij drevesnih tkiv, npr. debela, redkeje korrenin. Lastnosti dendrometrov se z vidika točnosti, natančnosti, resolucije, stroškov in enostavnosti uporabe razlikujejo. V grobem ločimo kontaktne (točkasti in obročasti) in optične dendrometre (Clark in sod., 2000). Dimenzijske spremembe debel zajemajo radialno rast dreves (lesa in skorje, kot rezultata aktivnosti prevodnega in plutnega kambija), spremembe v hidraciji, sekundarne spremembe v skorji (kolaps sitastih elementov, inflacija parenhima, nastanek sklereid itd.) (Deslauriers in sod., 2005). Meritve dendrometrov so prikazane kot kontinuirane časovne serije radialnih fluktuacij dimenzij debela, ki jih je mogoče razdeliti na reverzibilno krčenje in nabrekanje debela, povezano s preto-

kom vode po deblu in na ireverzibilno debelinsko rast debela med rastno sezono. Rast drevesa zajema predvsem postkambijsko rast ksilemskih in floemskih celic. Analize meritev je mogoče opraviti na dnevni ali večdnevni skali (Deslauriers in sod., 2005; Turcotte in sod., 2005). Študije o radialnih spremembah dreves z dendrometri so bile največkrat opravljene med rastno sezono, najnovejše pa tudi v dormantnem obdobju (Turcotte in sod., 2005).

Sklep

Informacije o sezonski dinamiki ksilogeneze pri različnih vrstah na različnih rastiščih in v različnih rastnih sezonah so med drugim zelo pomembne za dendrokološke in dendroklimatološke študije. Za raziskave vplivov izbranih klimatskih dejavnikov na širino ksilemskih branik v določenem letu so podatki o dolžini rastne sezone oziroma trajanju kambijeve aktivnosti ključni. Vsaka izmed opisanih metod ima svoje prednosti in pomanjkljivosti, vendar se je izkazalo, da so rezultati, dobljeni z različnimi metodami, med seboj primerljivi. Za primerjavo rezultatov iz različnih laboratorijev pa je hkrati nujno, da so tudi nadaljnje analize, obdelave in interperatacije podatkov med seboj usklajene. □

literatura

1. Antonova G.F., Stasova V.V. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees*, 7: 214-219
2. Antonova G.F., Cherkashin V.P., Stasova V.V., Varaksina T.N. 1995. Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) *Trees*, 10: 24-30
3. Antonova G.F., Stasova V.V. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix decidua* Ldb.) stems. *Trees*, 11: 462-468
4. Bäucker E., Bues C., Vogel M. 1998. Radial growth dynamics of spruce (*Picea abies*) measured by microcores. *IAWA Journal*, 3: 301-309
5. Camarero J.J., Guerrero-Campo J., Gutiérrez E. 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees, Arctic and Alpine Research, 30: 1-10
6. Chaffey N. 1999. Cambium: old challenges – new opportunities. *Trees*, 13: 138-151
7. Clark N.A., Wynne R.H., Schmoldt D.L. 2000. A review of past research on dendrometers. *Forest Science*, 46, 4: 570-576
8. Čuden A.R. 2005. Raziskave kambijeve aktivnosti in nastajanja lesa pri jelki (*Abies alba* Mill.) z metodo vzorčenja intaktnih tkiv. Diplomski naloga. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 44 str.
9. Demšar B. 2004. Nastanek lesa pri smreki (*Picea abies* (L.) Karst.) iz avstrijskih Alp. Diplomski naloga. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 55 str.
10. Denne M.P., Dodd R.S. 1981. The environmental control of xylem differentiation. V: Barnett J.R. (ed) *Xylem Cell Development*. Castle House Publications LTD: 236-255 str.
11. Deslauriers A. 2003. Dynamique de la croissance radiale et influence météorologique quotidienne chez le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en forêt boréale. Thèse présentée à l'université du Québec □ Chicoutimi comme exigence partielle du doctorat en sciences de l'environnement (doktorska disertacija), Université du Québec: 142 str.
12. Deslauriers A., Morin H., Urbinati C., Carrer M. 2003 a. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from denrometer analysis in the boreal forest of Quebec (Canada). *Trees*, 17, 6: 477-484
13. Deslauriers A., Morin H., Bégis Y. 2003 b. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 190-200
14. Deslauriers A., Morin H. 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees*, 19: 402-408
15. Deslauriers A., Rossi S., Anfodillo T. 2005. Monitoring of intra-annual tree growth with dendrometers: what do we really measure? V: Intra-annual analysis of wood formation: Workshop at the Centro studi per l'ambiente Alpino San Vito di Cadore, Belluno, 2-5 October 2005. San Vito di Cadore: Università degli studi di Padova, Dipartimento territorio e sistemi agro-forestali: 5-6
16. Donaldson L.A. 1991. Seasonal changes in lignin distribution during tracheid development in *Pinus radiata* Wood Science and Technology, 25: 15-24
17. Donaldson L.A. 1992. Lignin distribution during latewood formation in *Pinus radiata* *IAWA Bulletin*, 12, 4: 381-387
18. Dorado I., Gričar J., Čufar K., De Luis M., Raventós Bonvehí J. 2005. Annual radial growth rhythm of *Pinus halepensis* trees from dry-semiarid sites in Spain - first results. V: Eurodendro 2005: international conference of dendrochronology: September, 28th-October 2nd 2005, Viterbo, Italy. Viterbo, Sette citta: 16
19. Ford E.D., Robards A.W., Piney M.D. 1978. Influence of environmental factors on cell production and differentiation in the earlywood of *Picea sitchensis* *Annals of Botany*, 42: 683-692
20. Forster T., Schweingruber F.H., Denneler B. 2000. Increment puncher: a tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. *IAWA Journal*, 21: 169-180
21. Gindl W., Grabner M., Wimmer R. 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Canadian Journal of Botany*, 79: 815-821
22. Gregory R.A., Wilson B.F. 1968. A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England. *Canadian Journal of Botany*, 46: 733-734
23. Gričar J., Straže A., Čufar K. 2003 a. Differentiation of the last formed tracheids in wood of silver fir (*Abies alba*) having various cambial productivity. Zbornik gozdarstva in lesarstva (Research Reports Forestry and Wood Science and Technology), 70: 87-100
24. Gričar J., Čufar K., Schmitt U. 2003 b. Diferenciacija terminalnih traheid kasnega lesa pri navadni jelki v dormantnem obdobju. *Les*, 55, 12: 412-415
25. Gričar J., Oven P., Zupančič M., Čufar K. 2004. Seasonal dynamics of annual xylem growth ring formation in Silver fir (*Abies alba*) V: Abstracts: Eurodendro 2004. Rendsburg: Eurodendro, 2004: 19
26. Gričar J., Čufar K., Oven P., Schmitt U. 2005 a. Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir during autumn. *Annals of Botany*, 95: 959-965
27. Gričar J., Oven P., Čufar K. 2005 b. Seasonal dynamics of secondary phloem growth ring formation in Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*) V: Eurodendro 2005: international conference of dendrochronology: September, 28th-October 2nd 2005, Viterbo, Italy. Viterbo, Sette citta: 20-21
28. Gričar J., Zupančič M., Čufar K., Oven P. 2005 c. Xylem formation in Norway spruce at two growth sites in Slovenia in years 2002 and 2003. V: Eurodendro 2005: international conference of dendrochronology: September, 28th-October 2nd 2005, Viterbo, Italy. Viterbo, Sette citta: 51
29. Horacek P., Slezingerova J., Gandelova. 1999. Effects of environmental on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* ŠLČ Karst.). In: Wimmer R., Vetter R.E. (ed.). *Tree – Ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects*. CABI Publishing: 33-54
30. Kozłowsky T.T., Pallardy S.G. 1997. Growth control in woody plants. Academic Press, Inc: 641 str.
31. Kuroda K., Itoh T., Shimaji K. 1981 a. Studies on the improvement of the pinning method for marking xylem growth II. Pursuit of the time sequence of abnormal tissue formation in loblolly pine. *Mukuzai Gakkaishi*, 27, 11: 755-760
32. Kuroda K., Itoh T., Shimaji K. 1981 b. Studies on the improvement of the pinning method for marking xylem growth II. Pursuit of the time sequence of abnormal tissue formation in loblolly pine. *Mukuzai Gakkaishi*, 27, 11: 755-760
33. Kuroda K., Shimaji K. 1983. Traumatic resin canal formation as a marker of xylem growth. *Forest Science*, 29, 3: 653-659

literatura

34. Kuroda K., Shimaji K. 1984 a. Wound effects on xylem cell differentiation in a conifer. IAWA Bulletin n.s. 5: 295-305
35. Kuroda K., Shimaji Y. 1984 b. The pinning method for marking xylem growth in hardwood species. Forest Science, 30, 2: 548-554.
36. Kuroda K., Shimaji Y. 1985. Wound effects on cytodifferentiation in hardwood xylem. IAWA Bulletin, 6, 2: 107-118
37. Kuroda K. 1986. Wound effects on cytodifferentiation in the secondary xylem of woody plants. Wood Research, 72: 67-118
38. Kuroda K., Kiyono Y. 1997. Seasonal rhythms of xylem growth measured by the wounding method and with a band-dendrometer: an instance of *Chamaecyparis obtusa* IAWA Journal, 18, 3: 291-299.
39. Kutscha N.P., Schwarzmam J.M. 1975. The lignification sequence in normal wood of balsam fir. Holzforschung, 29, 3: 79-84
40. Kutscha N.P., Hyland F., Schwarzmam J.M. 1975. Certain seasonal changes in balsam fir and its derivatives. Wood Science and Technology, 9: 175-188
41. Lachaud S., Catesson A.M., Bonnemain J.L. 1999. Structure and functions of the vascular cambium. Life Sciences, 322: 633-650
42. Larcher W. 2003. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Fourth edition. Springer – Verlag Berlin Heidelberg: 513 str.
43. Larson P.R. 1994. The vascular cambium. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 725 str.
44. Lukan D. 2004. Raziskave sezonske aktivnosti kambijeve cone in nastajanja ksilemske branike pri navadni smreki »pinning«. Diplomski naloga. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 42 str.
45. Mäkinen H., Nöjd P., Saranpää P. 2003. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. Tree Physiology, 23: 959-968
46. Marion, L., Gričar, J., Oven, P. 2005. Wood formation in deciduous urban trees analyzed by micro-cores. V: Intra-annual analysis of wood formation: Workshop at the Centro studi per l'ambiente Alpino San Vito di Cadore, Belluno, 2-5 October 2005. San Vito di Cadore: Università degli studi di Padova, Dipartimento territorio e sistemi agro-forestali: 14-15
47. Murmanis L., Sachs I. 1969. Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. Wood Science and Technology, 3: 177-193
48. Murmanis L., Sachs I. 1973. Cell wall formation in secondary xylem of *Pinus strobus* L. Wood Science and Technology, 7: 173-188
49. Nix, L.E. & Villiers, K., 1985. Tracheid differentiation in southern pines during the dormant season. Wood and Fibre Science, 17, 3: 397-403
50. Oven P. 1997. Odziv sekundarnega floema in ksilema ter kambija na mehanske poškodbe bele jelke (*Abies alba* Mill.), navadne smreke (*Picea abies* Karst.), rdečega bora (*Pinus sylvestris* L.) in evropskega macesna (*Larix decidua* Mill.). Doktorsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 167 str.
51. Oven P., Gričar J., Zupančič M., Levanič T., Straže A., Demšar B. 2004. Relevant anatomical markers for research of wood formation in Norway spruce with pinning technique. V: Abstracts : Eurodendro 2004. Rendsburg: Eurodendro: 36
52. Panshin A.J., de Zeeuw C. 1980. Textbook of wood technology. Fourth edition. New York, McGraw-Hill: 722 str.
53. Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001. Wood formation in trees. Plant Physiology, 127: 1513-1523
54. Ribas M., Gutiérrez E. 2005. Measurement of *Pinus halepensis* girth growth using band-dendrometers. V: Intra-annual analysis of wood formation: Workshop at the Centro studi per l'ambiente Alpino San Vito di Cadore, Belluno, 2-5 October 2005. San Vito di Cadore: Università degli studi di Padova, Dipartimento territorio e sistemi agro-forestali: 18
55. Richardson S.D., Dinwoodie J.M. 1960. Studies on physiology of xylem development. Part I: The effect of night temperature on tracheid size and wood density in conifers. Journal of the Institute of Wood Science, 6: 3-13
51. Rossi S., Deslauriers A., Morin H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. Dendrochronologia, 21, 1: 33-39
52. Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. 2006 a. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. IAWA Journal, 27, 1: 89-97
53. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Morin H., Saracino A., Motta R., Borghetti M. 2006 b. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with daily length. New Phytologist (v tisku)
54. Savidge, R.A., 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation – a review. IAWA Journal, 17, 3: 269-310
55. Savidge, R.A. 2000 a. Intrinsic regulation of cambial growth. Journal of Plant Growth Regulation, 20: 52-77
56. Savidge R.A. 2000 b. Biochemistry of seasonal cambial growth and wood formation – an overview of the challenges. V: Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Savidge R.A., Barnett J.R., Napier R. (eds). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 1-30
57. Schmitt U., Möller R., Eckstein D. 2000. Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as determined by the "pinning" technique. Journal of Applied Botany, 74: 10-16
58. Schmitt, U., Grünwald, C., Gričar, J., Koch, G., Čufar, K., 2003. Wall structure of terminal latewood tracheids of healthy and declining silver fir trees in the Dinaric region, Slovenia. IAWA Journal, 24, 1: 41-51
59. Schmitt U., Jalkanen R., Eckstein D. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. In the northern boreal forest in Finland. Silva Fennica, 38, 2: 167-178
60. Seo J.W., Schmitt U., Eckstein D., Jalkanen R. 2005. Wood formation of Scots pine in northern Finland during five consecutive vegetation periods. V: Eurodendro 2005: international conference of dendrochronology: September, 28th-October 2nd 2005, Viterbo, Italy. Viterbo, Sette citta: 36-37
61. Skene D.S. 1972. The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour. Annals of Botany, 36: 179-187
62. Torelli N. 1990. Les in skorja. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 70 str.
63. Torelli N., Oven P., Zupančič M. 1990. Nastanek in značilnosti barierne cone ter lesa, nastalega po ranitvi Zbornik gozdarstva in lesarstva, 36: 3-16
64. Turcotte A., Morin H., Krause C. 2005. Spring changes in water relations and onset of cambial activity of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P): their relationship to environmental factors. V: Intra-annual analysis of wood formation: Workshop at the Centro studi per l'ambiente Alpino San Vito di Cadore, Belluno, 2-5 October 2005. San Vito di Cadore: Università degli studi di Padova, Dipartimento territorio e sistemi agro-forestali: 24-25
65. Uggla C., Mellerowicz E.J., Sundberg B. 1998. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling. Plant Physiology, 117: 113-121
66. Verheyden A., Kairo J.G., Beekmann H., Koedman N. 2004. Growth rings, growth ring formation and age determination in the mangrove *Rhizophora mucronata* Annals of Botany, 94: 89-66
67. Werf van der G.W., Sass-Klaassen U. 2006. The impact of the summer drought in 2003 on the intra-annual growth pattern and vessel size of Beech (*Fagus sylvatica*) and Oak (*Quercus robur*) in The Netherlands. Dendrochronologia (v tisku)
68. Whitmore F.W., Zahner R. 1966. Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. Forest Science, 12, 2: 198-210
69. Wodzicki T.J. 1972. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. Journal of Experimental Botany, 22, 72: 670-687
70. Wodzicki T.J. 2001. Natural factors affecting wood structure. Wood Science and Technology, 35: 5-26
71. Wolter K. E. 1968. A new method for marking xylem growth. Forest Science, 14: 102-104.
72. Yoshimura K., Itoh T., Shimaji K. 1981 a. Studies on the improvement of the pinning method for marking xylem growth. Wood Research, 67: 1-16
73. Yoshimura K., Itoh T., Shimaji K. 1981 b. Studies on the improvement of the pinning method for marking xylem growth II. Pursuit of the time sequence of abnormal tissue formation in loblolly pine. Mukuzai Gakkaishi, 27, 11: 755-760
74. Zupan B. 2005. Nastanek ksilemske branike pri smrekah na Pokljuki v letu 2003. Diplomski naloga. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 51 str.